Extrait des Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelle de l'Hérault
Volume 123 - Fascicule 3 - Année 1983

ASPECTS ECOLOGIQUES DE LA SYMBIOSE MYCORHIZIENNE

Daniel MOUSAIN,
Laboratoire de Recherches sur les Symbiotes des Racines
INRA - ENSA 9, place Viala 34060 Montpellier Cedex

I. - SYSTEMATIQUE ET ORGANISATION DES COMPLEXES MYCORHIZIENS

INTRODUCTION

Le terme de « mycorhizes », créé par FRANK (1885) désigne des organes mixtes formés par la juxtaposition de deux types d'organismes, la plante supérieure et le champignon, sur les racines des végétaux.

La plupart des espèces végétales forment un ou plusieurs types de mycorhizes. Seules des Crucifères, Chénopodiacées, Joncacées, Saxifragacées et certaines plantes aquatiques ne sont habituellement pas mycorhizées. Les champignons générateurs de mycorhizes se répartissent en une centaine de genres.

PEYRONEL *et al.* (1969) ont divisé les mycorhizes en 3 groupes sur des bases morphologiques et anatomiques :

- les ECTOMYCORHIZES, où le champignon entoure complètement la racine et forme un manteau fongique à partir duquel les hyphes progressent dans la racine en séparant les cellules au niveau de la lamelle moyenne mais sans franchir la paroi pectocellulosique.

- les ENDOMYCORHIZES, où les hyphes externes ne forment pas de manteau ; ces hyphes se propagent dans la racine au niveau des méats et franchissent les parois des cellules racinaires sans toutefois traverser le plasmalemme des cellules-hôtes qu'elles repoussent et invaginent.

- les ECTENDOMYCORHIZES qui ont à la fois des caractéres d'ecto et d'endomycorhizes.

Les données récentes de la cytologie ultrastructurale (STRULLU, 1976) renforcent les conceptions précédentes.

Avant d'évoquer le rôle des mycorhizes dans le comportement des plantes (IIe partie), nous présenterons les partenaires de la symbiose et l'organisation des complexes mycorhiziens.

1. Les partenaires de la symbiose mycorhizienne

1. 1. Plantes formant des mycorhizes

- Les ectomycorhizes se rencontrent principalement chez les arbres appartenant notamment aux Abiétacées, Fagacées, Bétulacées et Salicacées (tableau).

Tableau. – Liste des principales familles et genres de Phanérogames susceptibles de présenter des ectomycorhizes (d'après MEYER, 1973).

ANGIOSPERMES	GENRES
Bétulacées	*Betula, Alnus, Carpinus, Corylus*
Salicacées	*Salix, Populus*
Fagacés	*Fagus, Quercus, Castanea*
Ulmacées	*Ulmus*
Rosacées	*Malus, Pyrus, Sorbus*
Légumeuses	
(Césalpinioidées)	*Brachystegia, Julbernardia*
Acéracées	*Acer*
Tiliacées	*Tilia*
Myrtacées	*Eucalyptus*
Ericacées	*Arbutus*
Cistacées	*Cistus, Helianthemum*
Juglandacées	*Carya*
GYMNOSPERMES	
Abiétacées	*Pinus, Abies, Cedrus, Larix, Picea, Pseudotsuga*
Cupressacées	*Cupressus, Juniperus*

Ces arbres ne représenteraient pas plus de 3 % des espèces végétales, mais ils fournissent la plus grande partie du bois et des fibres lignenses utilisées dans le monde.

– Trois groupes de végétaux possèdent des endomycorhizes :

* les Orchidées (chlorophylliennes ou non) en association avec des Basidiomycètes pour former des endomycorhizes à pelotons.

* les Ericales, où certaines Ericacées (*Erica, Vaccinium, Calluna, Rhododendron,...*) forment souvent des endomycorhizes à pelotons avec du mycelium externe se développant à la surface des racines ; les Arbutoïdées (genre *Arbutus*) engendrent des endomycorhizes du type « arbutoïde », analogues aux ectendomycorhizes (pseudo-manteau externe et hyphes pelotonnées qui franchissent les parois des cellules-hôtes) ; les Monotropacées présentent des endomycorhizes du type « monotropoïde » (les parois des cellules-hôtes sont traversées par des hyphes de champignons habituellement générateurs d'ectomycorhizes).

* Quatre-vingts pour cent des espèces végétales forment des endomycorhizes à vésicules et arbuscules. Parmi les familles les plus représentatives, citons les Graminées, les Légumineuses, les Solanacées, les Liliacées, les Composées, outre quelques genres connus pour leur intérêt en agriculture et horticulture : *Hevea, Gossypium, Fragaria, Malus, Prunus, Geranium, Citrus, Paulownia, Liriodendron, Liquidambar,...* et quelques plantes sylvicoles (Angiospermes : *Fraxinus, Juglans, Acer, Salix* ; Gymnospermes : *Taxus, Sequoia, Podocarpus, Cupressus,...*).

Des ecto et des endomycorhizes peuvent donc être simultanément présentes sur un petit nombre d'espèces ligneuses appartenant aux Bétulacées, Salicacées, Juglandacées, Myrtacées, Césalpinioidées,...

1.2 Les champignons mycorhiziens

Le nombre d'espèces de champignons mycorhiziens a été estimé à 525, réparties en 81 genres, 30 familles et 10 ordres (TRAPPE, 1962), mais leur caractère mycorhizogène n'a été démontré expérimentalement *in vitro* que pour une cinquantaine d'entre elles.

– La majorité des champignons qui forment des ectomycorhizes sont des Basidiomycètes appartenant aux Agaricales (genres *Amanita, Boletus, Cortinarius, Lactarius, Russula, Paxillus, Gomphidius, Hygrophorus*,...). Parmi les Gastéromycètes, les genres *Rhizopogon, Phallus, Scleroderma, Astraeus* et *Pisolithus* sont mycorhiziens.

Un nombre non négligeable d'Ascomycètes forme des mycorhizes (genres *Tuber* et *Elaphomyces* outre le *Cenococcum graniforme*, ascomycète imparfait).

Par ailleurs, quelques Zygomycètes de la famille des Endogonacées constituent des ectomycorhizes avec les *Pinus, Pseudotsuga* et *Eucalyptus ;* ces champignons sont tous membres du genre *Endogone sensu stricto* (GERDEMAN et TRAPPE 1974) : ainsi, l'*Endogone eucalypti*, cultivable *in vitro*, forme des ectomycorhizes atypiques (dépourvues de réseau mycélien intercellulaire) chez l'Eucalyptus, de même que l'*E. flammicorona* chez divers conifères (FASSI et PALENZONA, 1969).

Quatre groupes de champignons « mycorhiziens » peuvent être distingués en fonction de leurs possibilités de développement saprophyte et de leur spécificité :

* des champignons essentiellement saprophytes qui peuvent former exceptionnellement des mycorhizes *(Phallus impudicus, Collybia peronata,...)*

* des champignons mycorhiziens ayant un large spectre d'hôtes mais qui possèdent aussi de grandes possibilités de vie saprophyte *(Xerocomus subtomentosus, Scleroderma aurantium,...)*

* des champignons strictement mycorhiziens mais qui entrent en symbiose avec de nombreux hôtes. Leurs carpophores ne se développent qu'en association symbiotique *(Amanita muscaria, Russula xerampelina, Boletus edulis, Tuber melanosporum,...) :* c'est le cas de la grande majorité des champignons mycorhiziens.

* de rares champignons qui sont strictement mycorhiziens mais ne peuvent s'associer qu'à un nombre limité de plantes-hôtes (cas de *Suillus tridentinus* et *Lactarius porninsis* avec le Mélèze, de *Lactarius obscuratus* avec l'Aulne, et de *Leccinum scabrum* avec le Bouleau).

– Les champignons formant des endomycorhizes appartiennent aux Zygomycètes, Ascomycètes et Basidiomycètes.

* Les Zygomycètes de la famille des Endogonacées forment des endomycorhizes à vésicules et arbuscules. Ces champignons ne se cultivent pas isolément *in vitro ;* leur taxonomie est récente : 7 genres (*Glomus, Gigaspora, Sclerocystis, Acalauspora, Endogone, Modicella, Glaziella*), et 43 espèces ont été reconnus par GERDEMAN et TRAPPE (1974).

* Les champignons symbiotes des Orchidées ont d'abord été rattachés au genre *Rhizoctonia.* Beaucoup de ceux qui sont maintenant identifiés appartiennent aux Basidiomycètes : *Xerotus, Marasmius, Armillaria, Gymnopilus, Tulasnella,...*

* L'identification des symbiotes fongiques des racines d'Ericacées, générateurs de mycorhizes éricoïdes, est encore partielle : une forme mycélienne d'un

Ascomycète, le *Pezizella ericae*, a été isolée d'endomycorhizes éricoïdes de *Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus, V. macrocarpon, V. oxycoccus, Erica cinerea, E. tetralix, Rhododendron ponticum.*

* Les champignons des mycorhizes des Arbutoïdées et des Monotropacées sont des Basidiomycètes (*Cortinarius* sp., *Amanita gemmata, Boletus* sp) également mycorhizogènes des pins.

2. Organisation des complexes mycorhiziens

2.1. Complexes ectomycorhiziens

– les ectomycorhizes se présentent chez les pins sous forme de racines courtes simples ou ramifiées dichotomiquement (mycorhizes simples, dichotomes, coralloïdes ou noduleuses - fig. 1). Chez les *Picea, Pseudotsuga, Larix, Abies* et les Abiétacées autres que les pins, les mycorhizes ont un port pyramidal caractéristique.

Du point de vue anatomique, les racines courtes possèdent un manteau fongique qui entoure complètement la racine y compris l'apex. Ce manteau a une épaisseur variable. Il est formé d'hyphes réunies par un ciment interstitiel et peut constituer un pseudoparenchyme. Vers l'extérieur, il se prolonge par un réseau extra-matriciel qui progresse dans le sol. Vers l'intérieur, le manteau se poursuit par un réseau mycélien (réseau de Hartig) qui sépare entre elles les cellules de l'écorce racinaire en progressant au niveau de la lamelle moyenne : il constitue une vaste zone d'échange entre les deux associés mycorhiziens. Les hyphes issues du manteau ne pénètrent jamais dans les cellules corticales. Chez les Abiétacées, les cellules corticales les plus externes sont aplaties, les autres étant arrondies.

– Les ectomycorhizes du Hêtre, du Bouleau, du Chêne, de l'Eucalyptus,... ont un port pyramidal avec des ramifications de plus en plus courtes vers l'extrémité. Elles possèdent, comme celles des Abiétacées, un réseau mycélien extra-matriciel, un manteau fongique et un réseau de Hartig. Contrairement à celles des Gymnospermes, les cellules corticales des mycorhizes des Angiospermes sont allongées dans le sens radial et forment ainsi une « assise palissadique ».

– Aux stades les plus complets de leur développement, les ectomycorhizes comprennent schématiquement :

* *la mycorhizosphère*

On désigne par ce terme le microhabitat constitué par la rhizosphère des racines mycorhizées où vit une microflore associée (champignons et bactéries). Cette microbiocénose participe aussi au fonctionnement de la symbiose.

Ce concept de mycorhizosphère a été illustré par MARKS et FOSTER (1973) qui, en microscopie électronique, ont mis en évidence des bactéries associées aux mycorhizes. Dans l'ectomycorhizosphère de jeunes pins mycorhizés, 10 fois plus de champignons ont été dénombrés que dans le rhizosphère de pins non mycorhizés (TRIBUNSKAYA, 1955).

* *le réseau mycélien extra-matriciel*

Ce réseau pénètre dans le sol. Il comprend :

des hyphes individuelles qui forment un écouvillon autour des mycorhizes ou des cordons mycéliens. Elles ont la propriété de s'introduire dans les micropores du sol et des litières grâce à leur faible diamètre (2 à 4 μm), là où les poils absorbants (10 μm de diamètre en moyenne) ne peuvent souvent pas pénétrer.

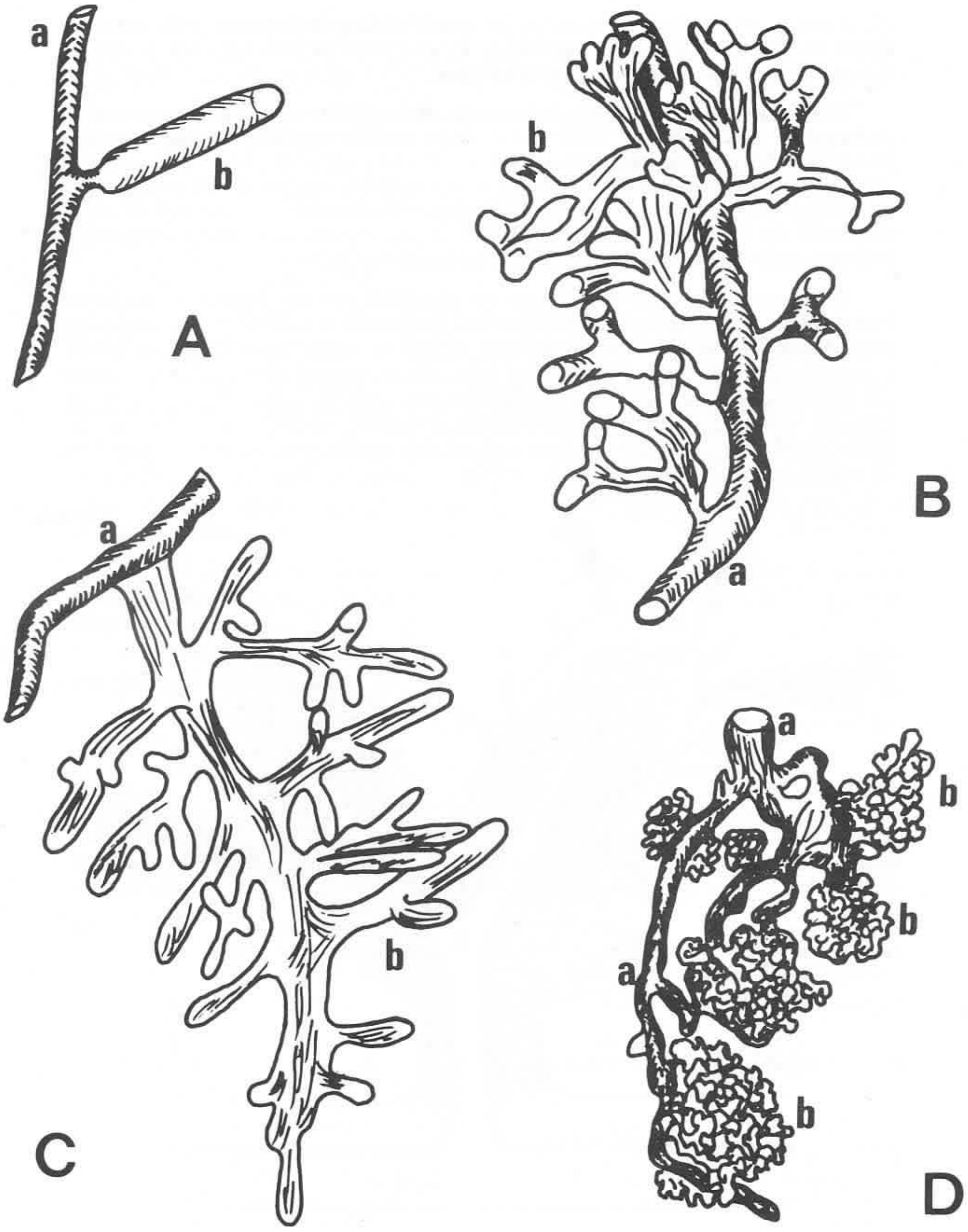

Fig. 1. – *Morphologie des principaux types d'ectomycorhizes*

A. Mycorhize simple
B. Mycorhize coralloïde
C. Mycorhize racémeuse
D. Mycorhize noduleuse

a : racine latérale porteuse de mycorhizes
b : mycorhizes

des cordons mycéliens (agrégats ramifiés d'hyphes) et des rhizomorphes (hautement organisés, mais à surface lisse) qui peuvent pénétrer dans le sol sur des distances relativement importantes (jusqu'à 10 cm à partir des mycorhizes).

L'absorption des éléments nutritifs se produit sur la plus grande partie de la longueur du cordon mycélien alors qu'elle n'intéresse que les parties apicales non subérisées des rhizomorphes. Les cordons mycéliens ont un rôle considérable dans les sols pauvres car ils contribuent à accroître le volume de sol exploité par le système « plante - mycorhizes ». De plus, ces cordons ont une action sur la structure du sol, la mouillabilité du sol et des litières et la récupération des éléments nutritifs provenant du pluviolessivage des litières.

le manteau fongique (fig. 2) qui est constitué par des hyphes se ramifiant intensément et s'étalant parallèlement à la surface de la racine en se juxtaposant pour engendrer un pseudoparenchyme. Dans sa partie profonde, celui-ci est composé de « cellules » disposées en « jeu de patience ». Dans la zone interne du manteau, toutes les hyphes présentent un contenu cellulaire non dégradé (noyaux arrondis, mitochondries souvent allongées, vacuoles comprenant des grains de phosphates) ; dans la zone externe, les hyphes sont souvent dépourvues de contenu cellulaire (STRULLU, 1982).

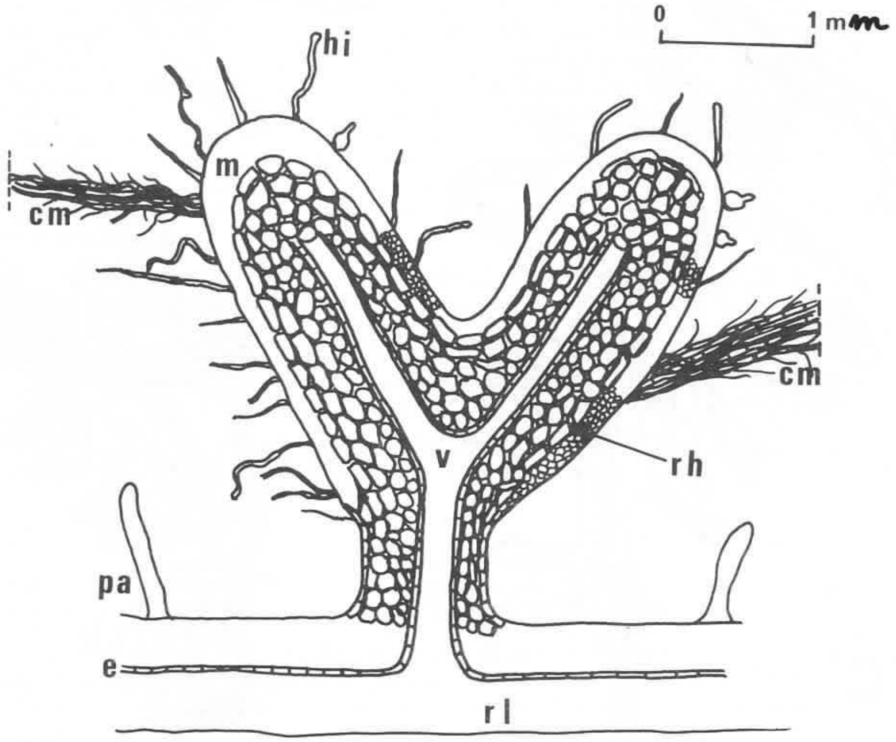

Fig. 2. – *Représentation schématique de la structure d'une ectomycorhize*

hi : Hyphe individuelle
cm : cordon mycélien
pa : poil absorbant
m : manteau fongique
rh : réseau de Hartig
e : endoderme
v : stèle vasculaire
rl : racine latérale

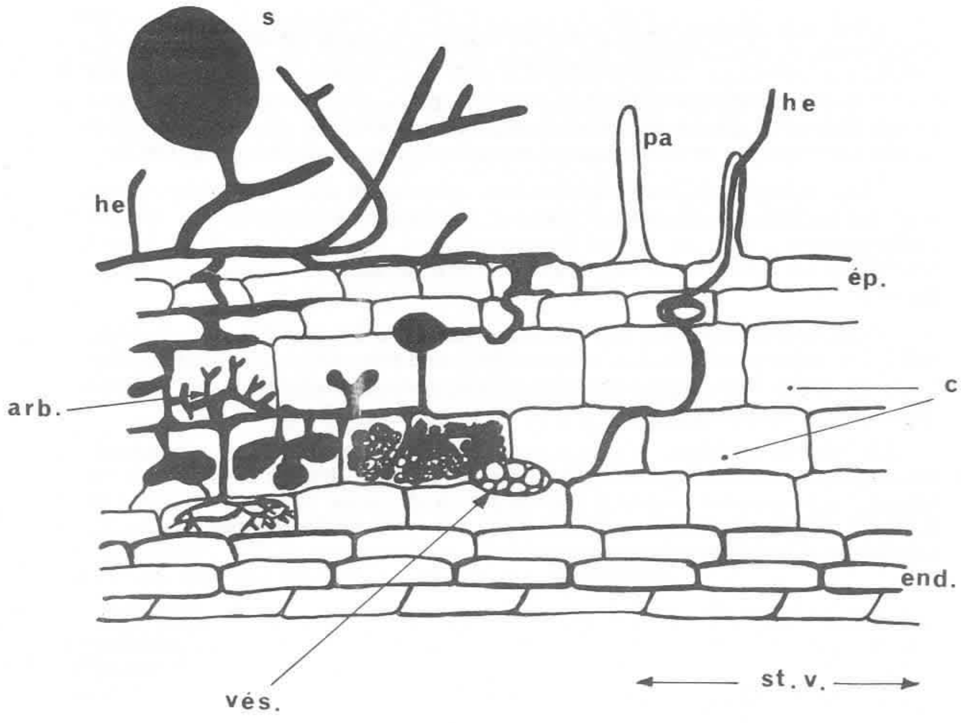

Fig. 3. – Représentation schématique de la structure d'un endomycorhze à vésicules et arbuscules

s : spore
pa : poil absorbant
he : hyphe eexterne
vés : vésicule
arb : arbuscule

ép : épiderme
c : cortex
end : endoderme
st. v. : stèle vasculaire

le réseau de Hartig dont toutes les cellules sont vivantes et comparables à celles du manteau. Toutefois, les cellules corticales externes des racines, en contact avec ce réseau mycélien, sont mortes et sans cytoplasme ; dans la partie profonde du cortex racinaire, les cellules en contact avec le réseau de Hartig présentent une grande vacuole, un cytoplasme pariétal et un noyau ni déformé, ni hypertrophié (STULLU, 1982).

2.2. Endomycorhizes

Elles ressemblent à des racines non mycorhizées ; elles ont cependant parfois une croissance réduite et présentent des taches et des déformations.

Les très jeunes racines et les racines lignifiées ne sont pas infectées : la mycorhization nécessite un parenchyme cortical différencié mais non sénescent ; le champignon symbiote colonise le parenchyme cortical mais jamais le cylindre central.

– Les mycorhizes à Endogonacées (fig. 3) sont formées par des hyphes mycéliennes de gros calibre se renflant en vésicules lipidiques dans les méats ou les cellules corticales. Dans les cellules infectées, les hyphes à gros diamètre (« troncs ») se ramifient en fines branches : les arbuscules. Lors de la phagocytose de ces arbuscules, leur cytoplasme et celui des « troncs » se détruit : le matériel résiduel se regroupe en amas plus ou moins volumineux (STRULLU, 1982).

– Les mycorhizes des Orchidées sont constituées par des Basidiomycètes dont les hyphes, de diamètre homogène, forment des pelotons. Les cellules « hébergeantes » ont un noyau hypertrophié et des organites généralement nombreux. La digestion du champignon se déroule dans les cellules « phagocytantes ».

– Les endomycorhizes des Ericacées sont formées par des Ascomycètes. Ainsi, les endomycorhizes de *Calluna vularis* sont très grêles ; le cylindre central n'est pas infecté ; une seule couche de cellules corticales héberge le champignon qui constitue un peloton.

Les endomycorhizes, à vésicules et arbuscules et éricoïdes notamment, développent aussi un réseau d'hyphes externes pouvant devenir considérable : sa longueur a été estimée à environ 1,40 m par cm de racine infectée (TISDALL et OADES, 1979). Cette extension contribue à une meilleure exploration du volume du sol par les systèmes mycorhizés.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

FASSI (B.) et PALENZONA (M.), 1969. – *Allionia*, **15**, 105-114.

FRANK (A.B.), 1885 – *Ber. Deut. Bot. Ges.*, **3**, 128.

GERDEMAN (J.W.) et TRAPPE (J.M.), 1974. – *Mycol. Mem.*, **5**, 76 p.

MARKS (G.C.) et FOSTER (R.C.), 1973. – *In* MARKS (G.C.) et KOZLOWSKI (T.T.), *Ectomycorrhizae*, Academic Press, **1**, 1-41.

MEYER (F.H.), 1973. – *In* MARKS (G.C.) et KOZLOWSKI (T.T.), *Ectomycorrhizae*, Academic Press, **3**, 79-105.

PEARSON (V.) et READ (D.J.), 1973. – *New Phytol.*, **72**, 371-379.

PEYRONEL (B.), FASSI (B.), FONTANA (A.) et TRAPPE J.M.), 1969. – *Mycologia*, **61**, 410.

STRULLU (D.G.), 1976. – *Thèse Doct. Sc. Nat.*, Univ. Rennes, 291 p.

STRULLU (D.G.), 1982. – *C.R. Acad. Agric. Fce*, Séance du 17 février 1982, 344-360.

TISDALL (J.M.) et OADES (J.M.), 1979. – *Aust. J. Soil Res.*, *17*, 429-441.

TRAPPE (J.M.), 1962. – *Bot. Rev.*, **28**, 538-606.

TRIBUNSKAYA (A.J.), 1955. – *Mikrobiologia*, *24*, 188-192.